UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER N° 14

FACULTÉ DE MÉDECINE

LES CRITIQUES RÉCENTES DE LA LOI BIOGÉNÉTIQUE FONDAMENTALE

THÈSE

Présentée et publiquement soutenue à la Faculté de Médecine de Montpellier

Le 20 Juillet 1911

PAR

Mlle Olga SCHMAKOWA

Née à Wiatka (Russie), le 19 avril 1878

Pour Obtenir le Grade de Docteur d'Université

(MENTION MÉDECINE)

Examinateurs de la Thèse VIALLETON, Professeur, *Président.*
GRASSET, Professeur
GRYNFELTT, Agrégé
DERRIEN, Agrégé
Assesseurs

MONTPELLIER
IMPRIMERIE COOPÉRATIVE OUVRIÈRE
14, Avenue de Toulouse, 14
1911

LES CRITIQUES RÉCENTES

DE LA

LOI BIOGÉNÉTIQUE FONDAMENTALE

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER N° 14

FACULTÉ DE MÉDECINE

LES CRITIQUES RÉCENTES

DE LA

LOI BIOGÉNÉTIQUE FONDAMENTALE

THÈSE

Présentée et publiquement soutenue à la Faculté de Médecine de Montpellier

Le 20 Juillet 1911

ACAD. LANGUEDOC. BIBL.

PAR

Mlle Olga SCHMAKOWA

Née à Wiatka (Russie), le 19 avril 1878

Pour Obtenir le Grade de Docteur d'Université

(MENTION MÉDECINE)

Examinateurs de la Thèse

VIALLETON, Professeur, *Président.*
GRASSET, Professeur
GRYNFELTT, Agrégé
DERRIEN, Agrégé

Assesseurs

MONTPELLIER
IMPRIMERIE COOPÉRATIVE OUVRIÈRE
14, Avenue de Toulouse, 14
1911

PERSONNEL DE LA FACULTÉ

Administration

MM. MAIRET (✲)	DOYEN.
SARDA	ASSESSEUR.
IZARD	SECRÉTAIRE

Professeurs

Clinique médicale	MM. GRASSET (✲). Chargé de l'enseig[t] de pathol. et thérap. génér.
Clinique chirurgicale	TEDENAT (✲).
Thérapeutique et matière médicale	HAMELIN (✲).
Clinique médicale	CARRIEU.
Clinique des maladies mentales et nerveuses	MAIRET (✲).
Physique médicale	IMBERT.
Botanique et histoire naturelle médicales	GRANEL.
Clinique chirurgicale	FORGUE (✲).
Clinique ophtalmologique	TRUC (✲).
Chimie médicale	VILLE.
Physiologie	HEDON.
Histologie	VIALLETON.
Pathologie interne	DUCAMP.
Anatomie	GILIS (✲).
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	ESTOR.
Microbiologie	RODET.
Médecine légale et toxicologie	SARDA.
Clinique des maladies des enfants	BAUMEL.
Anatomie pathologique	BOSC.
Hygiène	BERTIN-SANS (H.)
Pathologie et thérapeutique générales	RAUZIER. Chargé de l'enseignement de la clinique médicale.
Clinique obstétricale	VALLOIS.

Professeurs adjoints : MM. DE ROUVILLE, PUECH, MOURET.

Doyen honoraire : M. VIALLETON.

Professeurs honoraires : MM. E. BERTIN-SANS (✲), GRYNFELTT.

Secrétaire honoraire : M. GOT.

Chargés de Cours complémentaires

Clinique ann. des mal. syphil. et cutanées	MM. VEDEL, agrégé.
Clinique annexe des maladies des vieillards	VIRES, agr. libre, ch. de c.
Pathologie externe	LAPEYRE, agr. lib. ch. de c.
Clinique gynécologique	DE ROUVILLE, prof.-adj.
Accouchements	PUECH, profes.-adjoint.
Clinique des maladies des voies urinaires	JEANBRAU, ag. lib. ch. de c.
Clinique d'oto-rhino-laryngologie	MOURET, profes.-adj.
Médecine opératoire	SOUBEYRAN, agrégé.

Agrégés en exercice

MM. GALAVIELLE.	MM. LEENHARDT.	MM. DELMAS (Paul).
VEDEL.	GAUSSEL.	MASSABUAU.
SOUBEYRAN.	RICHE.	EUZIERE.
GRYNFELTT (Ed.)	CABANNES.	LECERCLE.
LAGRIFFOUL.	DERRIEN.	FLEIG (ch. d. fonct.)

Examinateurs de la thèse :

MM. VIALLETON, *président.*	MM. GRYNFELTT, *agrégé.*
GRASSET, *professeur.*	DERRIEN, *agrégé.*

La Faculté de Médecine de Montpellier déclare que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leur auteur ; qu'elle n'entend leur donner ni approbation, ni improbation.

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

O. SCHMAKOWA.

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE

MONSIEUR LE PROFESSEUR VIALLETON

O. SCHMAKOWA.

Sur le point de terminer nos études médicales nous tenons à remercier tous ceux qui firent de nous ce que nous sommes. Qu'il nous soit tout d'abord permis de témoigner notre entière reconnaissance et tout notre amour à notre père et à notre mère qui firent pour nous tant de sacrifices.

Nous garderons les meilleurs souvenirs de notre amie M^me^ Feldmann, et nous n'oublierons jamais les services que nous ont rendus nos excellents amis M^me^ Arié, M. et M^me^ Voitarchevsky dans de pénibles circonstances.

C'est pour nous un devoir bien doux à remplir que de remercier sincèrement nos Maîtres à qui nous sommes redevable de notre instruction médicale, et en particulier ceux qui ont bien voulu accepter de faire partie de notre jury de thèse, MM. les professeurs Vialleton, Grasset, les professeurs agrégés Grynfeltt et Derrien.

Nous avions entrepris depuis longtemps des recherches au laboratoire d'histologie dirigé par M. Vialleton. Des circonstances particulières nous ont contrainte à abandonner le sujet auquel nous avions déjà consacré notre travail, et nous avons choisi comme thèse une question que nous

avons souvent entendu développer par notre Maître dans son laboratoire. Nous remercions vivement M. le professeur Vialleton des renseignements qu'il a bien voulu nous donner pour traiter notre sujet, et de l'inépuisable complaisance avec laquelle il a mis à notre disposition ses matériaux et ses connaissances si étendues sur cette question.

LES CRITIQUES RÉCENTES

DE LA

LOI BIOGÉNÉTIQUE

FONDAMENTALE

INTRODUCTION

En présentant ce sujet de thèse, nous n'avons certes point la prétention d'apporter des faits nouveaux pour ou contre la loi biogénétique, ni même de formuler un jugement personnel sur cette loi ou sur les critiques qui lui ont été adressées. Notre but est beaucoup plus modeste. Il consiste tout simplement à exposer les critiques qui ont été faites récemment à cette loi en détaillant certaines d'entre elles d'une manière un peu plus explicite, grâce à l'enseignement que nous avons pu recevoir au laboratoire de M. Vialleton, et en résumant les pages qu'Oscar Hertwig consacre à ce sujet dans la dernière édition de son *Précis d'embryologie*. Bien que le biologiste allemand n'ait, dans ce dernier travail, rien ajouté d'essentiel aux vues qu'il avait antérieu-

rement développées dans son *Handbuch der Entwickelungslehre*, il est cependant utile de faire connaître l'expression la plus récente de sa pensée sur cette question difficile. D'ailleurs, l'importance qu'il ajoute lui-même à sa critique de la loi biogénétique en lui donnant place dans un Précis, indique bien que le moment est venu de mettre le public au courant de ces controverses, et, à ce propos, il est impossible de ne point signaler cette coïncidence très significative, qu'un exposé critique de la loi biogénétique a été donné simultanément dans deux ouvrages d'enseignement destinés aux élèves des Facultés de médecine, parus exactement à la même époque, *Die Elemente der Entwickel.* d'O. Hertwig et les *Eléments de morphologie des vertébrés* de M. Vialleton.

Cette coïncidence justifie notre tentative, en montrant qu'une étude de ces considérations théoriques s'impose maintenant d'une manière évidente, aussi la plus modeste contribution à cette question a-t-elle sa place marquée actuellement, lors même qu'elle n'aurait d'autre but que d'attirer l'attention sur les controverses en cours. Celles-ci ne doivent point, en effet, rester cantonnées parmi les embryologistes, puisqu'il s'agit de questions entrées en quelque sorte dans le domaine public, et couramment soulevées à propos de maints problèmes d'organogenèse qui se posent constamment à l'esprit de tous les médecins, on pourrait même dire de toutes les personnes cultivées.

CHAPITRE PREMIER

RÉSUMÉ HISTORIQUE

Il ne s'agit point ici d'un historique de la loi biogénétique que l'on trouvera bien fait ailleurs et notamment dans le travail de Keibel (1898) et dans celui de Vialleton (1908), mais simplement d'un exposé général des différentes phases par lesquelles cette conception embryologique a passé.

La loi biogénétique est l'expression moderne de cette idée ancienne, qu'il existe un parallélisme remarquable entre certains stades du développement embryonnaire des animaux supérieurs et certaines formes animales inférieures. Cette idée s'est présentée à l'esprit des premiers observateurs qui étudièrent d'un peu près le développement, et fut formulée par Harvey (1628) en ces termes explicites : « Passant toujours par les mêmes

degrés, chaque animal se forme en traversant pour ainsi dire les différentes organisations de l'échelle animale, devenant tour à tour œuf, ver, fœtus et dans chacune de ses phases arrivant à la perfection. »

Reprise à la fin du XVIII[e] siècle par les philosophes de la nature et notamment par Kielmeyer, la *théorie du parallélisme* fut longuement développée par J.-F. Meckel dans son Manuel d'anatomie humaine (1815) tandis qu'elle était enseignée en France par Etienne Geoffroy Saint-Hilaire et Serres. Ce dernier lui attribua une très grande importance et l'exprima dans cette formule célèbre qui a mérité d'être appelée la loi de Serres : « *L'organogénie humaine est une anatomie comparée transitoire, comme à son tour l'anatomie comparée est l'état fixe et permanent de l'organogénie de l'Homme.* »

Acceptée avec le plus grand enthousiasme par divers auteurs, cette loi fut combattue avec une grande vivacité par Von Baer qui formula vis-à-vis de la théorie du parallélisme les quatre propositions ou lois suivantes exprimant d'une manière très heureuse les caractères du développement :

1° Ce qui est commun dans un groupe supérieur d'animaux se développe plus tôt dans l'embryon que ce qui est spécial ;

2° De dispositions plus générales dérive quelque chose de moins général, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'enfin ce qu'il y a de plus spécial apparaisse ;

3° Chaque embryon d'un type donné, au lieu de traverser d'autres types définis, se distingue au contraire de ceux-ci ;

4° Au fond, l'embryon d'une forme supérieure ne ressemble jamais à un autre animal, mais seulement à l'embryon de ce dernier.

La théorie du parallélisme avait été adoptée tout d'abord aussi bien par les transformistes d'alors que par des savants totalement opposés au transformisme. C'est ainsi que Louis Agassiz, l'adversaire résolu de Darwin et le partisan du créationnisme, y était fort attaché et la considérait comme une des expressions les plus claires de la pensée créatrice. Mais après l'apparition du livre de Darwin les choses ne tardèrent pas à changer, et Fritz Müller considéra le parallélisme des formes embryonnaires comme la récapitulation par l'embryon des différentes formes ancestrales sous lesquelles avait vécu l'espèce au cours de son développement à travers les âges. Haeckel s'empara bientôt de la théorie de la récapitulation et, après l'avoir considérée quelque temps comme une simple hypothèse destinée à favoriser la recherche des lois du développement, il ne tarda pas à lui accorder une valeur capitale et à en faire la *loi biogénétique fondamentale* qui devait expliquer toutes les formes réalisées au cours des siècles.

Dès ce moment la loi biogénétique fut intimement confondue avec les doctrines transformistes. Ce fut une faute dont les conséquences sont assez graves au point de vue de la compréhension réelle du développement, car elle conduit trop aisément à n'accepter comme vraie que cette forme du développement dans laquelle on observe une progression régulière sériée des organismes, tandis que l'on néglige les autres formes, pour le moins aussi importantes, et certainement plus nombreuses, dans lesquelles il n'existe point de séries régulières, mais au contraire des divergences accentuées.

Des critiques partielles de la loi biogénétique furent faites à différentes reprises et notamment d'une manière très étendue par Keibel dans l'article déjà cité des

«Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, où après avoir donné un historique détaillé des diverses opinions il insistait beaucoup sur la contradiction formelle que les faits de cénogenèse apportaient à la théorie, parce que ces faits étaient trop nombreux et trop variés pour laisser subsister la loi, et à la fin de son article Keibel citait cette opinion d'O. Hertwig : « Nous devons remplacer l'expression récapitulation de formes ancestrales éteintes, par récapitulation de formes qui obéissent aux lois du développement organique et vont du simple au complexe. »

La phrase rapportée par Keibel était en quelque sorte la première entrée en campagne d'Oscar Hertwig contre la loi biogénétique. Depuis cette époque cet auteur n'a cessé d'apporter à cette loi des critiques plus ou moins détaillées : d'abord dans l'introduction de son grand traité d'Embryologie des Vertébrés (1901) où il fait ressortir la justesse des vues de Von Baer, puis à la fin de cet ouvrage (1906) où il consacre de longs développements contre la loi et formule sa *loi causale de l'autogenèse* que nous exposerons plus loin.

Enfin en décembre 1910 il termine la quatrième édition de son Précis d'embrylogie par un exposé de ses vues à ce sujet, confirmant ce qu'il avait antérieurement exprimé, en lui donnant seulement une forme un peu nouvelle, et en manifestant, par le fait même de l'introduction de ces données dans un ouvrage comme le sien, l'opinion très ferme que cette question devait entrer dans le domaine de l'enseignement classique. Nous consacrerons un chapitre entier à l'exposé des idées d'Oscar Hertwig, mais auparavant nous ajouterons quelques mots sur d'autres critiques faites à la loi biogénétique.

En 1908 notre Maître M. le professeur Vialleton pré-

senta dans un petit volume une étude historique et critique de la loi biogénétique. Il reprit l'histoire du parallélisme à partir de Harvey, en insistant surtout sur les auteurs qui avaient largement contribué à l'édification ou à l'attaque de cette théorie. Après avoir montré la part des Français Et. Geoffroy Saint-Hilaire et Serres dans le développement de la théorie du parallélisme, il cita les exemples rapportés par Meckel en faveur de cette théorie et développa très longuement les critiques de Von Baer.

Passant ensuite à la période moderne, celle qui commence avec l'*Origine des espèces* de Charles Darwin (1859), il montra, par des citations très nombreuses, l'évolution qui transforma peu à peu, dans la pensée de Haeckel, la théorie de la récapitulation de Fritz Müller (1864) en la loi biogénétique fondamentale (1874-1889) et donna des tableaux tirés d'un des derniers ouvrages de Haeckel (Systematische Phylogenie der Wirbeltiere, 1895) qui permettent de se rendre compte de l'idée actuelle de Haeckel sur la loi biogénétique et de son application à la phylogenèse des vertébrés.

Après ces donnés historiques M. Vialleton expose les différentes critiques faites à la théorie et fait valoir contre elle certaines observations personnelles portant notamment sur la différence des types, révélée par leur architecture, et sur l'impossibilité qu'il y a pour certains d'entre eux de passer graduellement de l'un à l'autre. Nous n'indiquerons pas plus explicitement pour le moment les idées de notre Maître, sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir, et nous terminerons ici ce résumé historique.

CHAPITRE II

THÉORIE D'OSCAR HERTWIG
(*THÉORIE DE LA BIOGENÈSE*) (1)

Oscar Hertwig envisage d'abord les séries organiques établies par l'anatomie comparée pour représenter le développement des organes, il fait remarquer que s'il est facile de faire « *d'une série obtenue par un arrangement artificiel d'organes homologues, une série apparement génétique* » (1906, p. 152), il ne faut pas oublier que les

(1) L'exposé ci-joint est fait le plus souvent avec la traduction libre de certains passages d'Oscar Hertwig. Pour permettre au lecteur de confronter les textes, après les principaux développements j'ai indiqué le travail d'où ils sont tirés, en donnant sa date et la pagination correspondant aux passages visés.

formes des organes étudiés par l'anatomie comparée ne correspondent pas aux séries génétiques formées historiquement, mais ont été seulement arrangées par nous en une série génétique. Il ne faut pas oublier non plus que ces séries ne représentent « *que jusqu'à un certain degré* » l'image réelle de la série historique dans laquelle la transformation d'un organe s'est accomplie dans une espèce donnée.

Oscar Hertwig se joint à ceux qui voient dans l'homologie seulement l'expression de lois de l'organisation des êtres qui montrent cette homologie, et il laisse ouverte la question de savoir jusqu'à quel point l'homologie démontrée doit s'expliquer par une dérivation commune ou de toute autre façon. Il n'est pas douteux par exemple que tous les cristaux de chlorure de sodium aient la même origine, mais on ne peut pas cependant parler de leur descendance commune d'un précristal (1906, p. 181).

Après l'exposé de cette opinion, si importante, sur la valeur réelle des homologies, O. Hertwig envisage la valeur des séries observées dans le développement et critique vigoureusement les comparaisons établies entre certains termes de ces séries. Prenant le premier terme de comparaison ordinairement invoqué, l'œuf, comme représentant la cellule primitive ancestrale, il fait remarquer que cette comparaison ne peut se soutenir. L'œuf rentre bien évidemment dans la catégorie des cellules, mais la cellule-œuf n'a presque rien de commun avec la cellule représentant le premier type unicellulaire que l'on suppose avoir existé à l'origine des êtres. Cette cellule primitive était en effet très simple, elle devait renfermer un protoplasme encore peu différencié et un noyau relativement simple aussi, tandis que la cellule-œuf renferme évidemment les *ébau-*

ches de tout ce qui sortira de cet œuf, c'est-à-dire « le fonds qui se forme dans un œuf pour chaque changement qui doit se produire dans le développement » (1906, p. 159).

On pourrait être tenté à première vue de reprocher à O. Hertwig l'idée qu'il existe dans l'œuf des parties représentants les organes futurs, comme on a reproché à Weissmann ses biophores et ses déterminants. Mais Hertwig échappe à cette critique, parce que, avec plus de prudence que Weissmann, il n'a pas spécifié la nature de ce qu'il entend par le mot ébauche et surtout n'a point localisé ces dernières dans un endroit aussi précis et aussi limité que la seule chromatine du noyau. Il laisse donc le champ libre aux déterminations ultérieures de ces ébauches, et notamment il n'exclut point absolument l'idée qu'il pourrait s'agir simplement de composés chimiques. Maintenue dans ces limites, la notion d'ébauche paraît très féconde, car elle nous explique cette prédétermination de l'œuf qu'il faut bien admettre après tout, puisque l'hérédité est là indubitable, et que, s'il ne peut plus être question dans l'embryon de la préformation des parties, telle que la comprenait Haller, il n'en est point moins vrai que le développement est conditionné par la structure de l'œuf et dirigé dans un sens déterminé d'où il ne peut s'écarter que dans une très faible mesure, c'est-à-dire en reproduisant toujours dans son essence la forme même d'où il est sorti. Il ne s'agit point de nier les changements qui peuvent s'accomplir dans les deux ontogenèses successives de deux descendants, et l'on verra plus loin que Oscar Hertwig admet parfaitement les modifications ontogénétiques nécessaires pour expliquer l'évolution indubitable montrée par la paléontologie. Mais il n'en

est pas moins vrai que, normalement, la forme de l'être futur est, à très peu de choses près, contenue dans son germe et qu'elle s'exprime toujours, puisque, même dans les monstres les plus imparfaits réduits à l'état de môle, la nature spécifique du monstre s'exprime encore soit dans certains de ses tissus ou de ses organes, soit même simplement, comme le disait Pouchet, dans sa constitution moléculaire.

Après avoir fait ressortir la différence qui existe entre la cellule-œuf d'un être actuel et l'amibe primitive, O. Hertwig exprime la même chose pour les stades consécutifs de l'ontogenèse : blastula, gastrula, etc., et, pour lui, si les blastula et les gastrula d'un échinoderme, d'un cœlentéré, d'un brachiopode, d'un amphioxus se ressemblent extraordinairement par leur forme extérieure, elles diffèrent cependant d'autre part, car elles renferment les ébauches, invisibles pour nous, des caractères de leur embranchement et de leur classe (1906, p. 165).

Du reste tous ces stades de l'ontogenèse, au lieu d'être de simples répétitions de formes ancestrales, sont bien plutôt causés par les conditions mécaniques du développement.

Que certaines formes se répètent dans le développement des différentes espèces avec une si grande constance et d'une manière concordante, au fond cela tient avant tout à ce que, parmi toutes les autres, elles fournissent les conditions nécessaires à l'aide desquels seulement les stades plus élevés de l'ontogenèse peuvent s'effectuer. L'ontogenèse ne commence pas avec une cellule parce que celle-ci récapitulerait le stade phylogénique initial, ce qui n'est pas, mais elle commence par la cellule parce que celle-ci est la forme élémentaire à laquelle la vie organique est liée dans le processus de la

reproduction, car la cellule représente en elle-même à l'état d'ébauche les propriétés de l'espèce, c'est elle qui, séparée de l'individu pluricellulaire, est en état de reproduire le tout.

L'organisme unicellulaire ne peut devenir pluricellulaire que par la division ; chez tous les animaux, à la fécondation, doit succéder la segmentation. D'un amas de cellules un organisme ne peut se former en groupe cellulaire ordonné que si les cellules s'unissent fermement entre elles dans des ordres et d'après certaines règles pour conduire à des formes plus compliquées : ainsi la gastrula suppose comme condition la blastula ; ainsi les cellules doivent s'ordonner en feuillets qui seront les étapes nécessaires pour les processus ultérieurs (1910, p. 448-449).

Des organes embryonnaires appartenant à des phases plus avancées du développement ne correspondent pas non plus à des formes ancestrales réelles, car ils ne sont pas capables de fonctionner, ce ne sont que des organes devenus embryonnaires, comme par exemple la chorde dorsale et les arcs branchiaux des embryons de mammifères, qui ne représentent point du tout chez ces derniers des organes ancestraux, mais seulement les rudiments embryonnaires ou les ébauches de ces organes ancestraux.

Pour Hertwig, dont nous résumons ici la pensée en suivant la description de M. Vialleton (1910, p. 712 et suivantes) : « La phylogenèse est comparable à une chaîne formée d'innombrables anneaux. Ces anneaux sont les ontogénies particulières dont chacune commence par un œuf et se termine par un organisme capable de se reproduire. Un anneau engendre le suivant, car à la fin d'une ontogenèse se produit l'œuf qui recommence un nouveau

cycle. La phylogenèse est donc un processus décomposable en une infinité de cycles de développements. Comme la partie ne peut pas égaler le tout, chaque ontogénie ne peut être comparée à la chaîne, mais seulement aux autres anneaux.

Supposons l'espèce fixé, chaque anneau serait semblable aux autres et le processus ontogénétique se serait effectué dans le premier anneau comme dans le dernier (actuel). Un mammifère aurait passé par les stades A œuf fécondé, B germe pluricellulaire, C vésicule blastodermique, D gastrula, E neurula...., Z sa forme finale. Le dernier comme le premier anneau aurait la formule A, B, C, D, E..., Z. L'œuf de la première ontogenèse d'un vertébré aurait donc la même constitution que celui du descendant actuellement vivant.

Pour les partisans des variations, dont est Hertwig, il peut y avoir deux points de vue. Pour la plupart d'entre eux la manière de voir est la suivante : l'ontogenèse d'un mammifère, par exemple, commençant avec l'œuf et conduisant, par une suite de stades de développement devenant toujours plus compliqués, au produit terminal si extraordinairement complexe, nous donne jusqu'à un certain point l'image de l'évolution de l'espèce, mais à la vérité imparfaite et avec de nombreux traits effacés. Pour avoir la représentation des formes ancestrales disparues, nous n'avons, en partant de l'état actuel des choses, qu'à raccourcir chaque ontogenèse d'un stade final, de telle manière que le stade précédent devient la forme finale qui correspond à peu près à un ancêtre disparu, et nous devons prolonger en pensée cette opération jusqu'à l'œuf. Par conséquent

le premier stade de l'ontogenèse d'un mammifère, la cellule-œuf, nous représente les états les plus simples sous lesquels l'espèce a vécu à une époque démesurément éloignée. De même, les stades phylogénétiques correspondent à chacun des stades blastula, gastrula, neurula, etc., que l'on observe dans l'ontogénie.

Dans chaque ontogenèse, le processus phylogénétique de la formation de l'espèce est simplement récapitulé. Pour représenter la chaîne phylogénétique, on peut employer la formule :

A... A... A... A... A... etc., jusqu'à A
B... B... B... B... — B
C... C... C... — .
D... D — .
E — .
Z

dans laquelle les lignes verticales lues de haut en bas donnent la série des stades successifs de l'ontogenèse, tandis que la ligne oblique de gauche à droite et de haut en bas formée par les lettres grasses représente les stades de la phylogenèse et qui signifie : la plus vieille forme ancestrale d'un mammifère était primitivement une simple cellule qui se séparait en nouvelles cellules par division, les premiers anneaux de la chaîne phylogénétique consistaient simplement en une série unique de cellules A, A, A...., A, dérivées les unes des autres par division. Puis survint un progrès, les cellules nées par la division de A demeurèrent réunies en colonies et fournirent ainsi la nouvelle forme ancestrale B, de laquelle quelques cellules A se détachèrent en vue de la reproduction. Les anneaux de la chaîne phylogénétique furent donc allongés

d'un stade, car dans chacun A se transforma en B. Pendant que dans une troisième période la colonie se transformait en blastosphère, l'ontogenèse fut à son tour allongée du stade blastula et ainsi de suite, chaque progrès dans le développement de l'espèce conduit à un allongement correspondant des processus ontogénétiques.

Cette formule explique les vues dominantes à une époque et que Haeckel a précisées dans la loi biogénétique, mais Hertwig pense un peu autrement. Lorsque, dans la phylogenèse, dit-il, l'état unicellaire de l'espèce A, A, A... A doit se transformer en un état plus compliqué, quelques causes inconnues doivent bien avoir changé les propriétés de A, de manière que les cellules filles, au lieu de demeurer séparées, se groupent en colonies. De même et pour les mêmes raisons, la cellule A doit être devenue autre lorsque les cellules qui en naissent ont acquis la propriété de s'arranger en blastula, et de même sa nature est encore changée quand le processus ontogénétique se termine par une gastrula ou par une neurula. « On appelle *ébauche*, le fonds qui se forme dans un œuf pour un changement qui doit se produire dans le développement et nous pouvons dire : *la cellule qui, dans chaque anneau, de la chaîne phylogénétique forme le commencement de nouvelles ontogenèses devient toujours plus riche en nouvelles ébauches et par là même toujours plus différente de la cellule souche initialement donnée* (1906, p. 159). »

Les premiers anneaux de la chaîne phylogénétique pourront donc être représentées par les lettres A, A^1, A^2... ..A^∞ et comme l'on peut en dire autant pour chacun des autres stades, la formule deviendra :

$$\begin{array}{ccccccccc} A & A^1 & A^2 & A^3 & A^4 & \ldots\ldots & A^\infty \\ & B & B^1 & B^2 & B^3 & & \\ & & C & C^1 & C^2 & & \\ & & & D & D^1 & & \\ & & & & E & & \end{array}$$

Cette nouvelle formule montre que « *dans chaque nouvel anneau de la chaîne, le développement ne commence jamais au point de départ d'un développement précédent, à aucune place n'a lieu un mouvement rétrograde. Plus compliqué est le produit final de l'ontogenèse d'autant plus l'est aussi l'ébauche qui lui correspond.* »

En dehors de modifications minimes produites par des influences extérieures, rien ne peut apparaître dans le développement qui n'ait été à l'état d'ébauche dans l'œuf. Pour qu'un stade neurula ait pu naître, il faut d'abord que la forme ancestrale A soit arrivée à l'état A^4 avec ses ébauches compliquées.

« *La cellule-œuf comme ébauche et l'organisme achevé se conditionnent l'un et l'autre de la même manière.* » L'œuf n'est que l'individu non formé ou, comme disait von Baer, l'animal lui-même « non développé » (unausgebildet) (O. H., 1906, p. 159).

« *Dans chaque ontogenèse, chaque individu ne fait au sens littéral que son propre développement. Il est toujours un seul et même individu à l'état d'œuf, de gastrula ou de tout autre stade.* » A cause de cela, au fond, jamais l'embryon d'une forme élevée n'est semblable à une autre forme animale. L'œuf de poulet correspond aussi peu que le poulet lui-même à un anneau initial de la chaîne phylogénétique.

Cette conception du développement se laisse très bien lier à l'idée scientifique dominante d'une évolution natu-

relle, remarque Oscar Hertwig dans son dernier ouvrage (1910). Il suffit d'admettre que la cellule-œuf a dû traverser dans la phylogenèse un développement graduel en rapport avec celui du produit définitif, et que par suite elle est passée de l'état d'une cellule avec peu d'ébauches simples, à un complexe étonnant par sa richesse d'ébauches indéfinies. En d'autres termes, le développement d'une espèce se décompose en deux séries de processus : 1° le développement de la cellule spécifique ou de l'œuf qui se poursuit dans une direction toujours progressive d'une organisation de l'idioplasma plus simple à une plus compliquée, et 2° le développement se répétant périodiquement d'un individu pluricellulaire aux dépens du représentant unicellulaire de l'espèce, ou l'ontogenèse individuelle, qui, en général, se reproduit d'après les mêmes règles que l'ontogenèse précédente, mais cependant un peu changée et cela autant que la cellule spécifique s'est changée elle-même dans l'histoire de la terre. Les deux processus sont liés causalement et montrent un parallélisme complet, car chaque changement dans les ébauches de l'œuf aura nécessairement une correspondance dans l'ontogenèse, et réciproquement un changement produit dans les stades tardifs de l'ontogenèse ou dans l'animal achevé par des facteurs externes, ne peut devenir une acquisition de l'espèce qu'autant que l'idioplasma des œufs destinés aux générations prochaines s'est produit d'une manière correspondante.

Cette dépendance entre l'état de l'œuf d'une part et le parcours et le résultat final de l'ontogenèse d'autre part, a reçu d'Oscar Hertwig le nom de *loi causale ontogénétique* et de *parallélisme entre l'ébauche et les produits de l'ébauche*. D'après cette loi le problème du dévelop-

pement se divise en deux parties : 1° il faut rechercher comment les ébauches contenues dans l'œuf passent dans la forme terminale au moyen de l'ontogenèse, comment donc la loi du développement interne cachée dans l'œuf s'extériorise ; à cela est dévolue l'embryologie descriptive et expérimentale ; 2° il faut chercher comment, dans le processus phylogénétique, ont apparu les propriétés et les ébauches de l'œuf fécondé par qui ressortira le processus ontogénétique plus compliqué et dirigé d'une manière déterminée. Ce sont là les problèmes les plus hauts et les plus difficiles de la recherche biologique dans le présent et dans l'avenir : question des changements des espèces sous l'action des facteurs externes, question de l'hérédité, question de savoir comment on peut se représenter les ébauches dans l'œuf, comment ces ébauches naissent et disparaissent, et surtout comment elles déterminent le processus régulier du développement (1910, p. 443-444).

L'opposition entre préformation et épigenèse est aplanie dans la théorie de la biogenèse en tant qu'on peut distinguer dans le développement naturel des organismes un moment préformiste et un épigénétique. En effet, à un certain point de vue, le cycle de développement unique de l'œuf, jusqu'à l'animal achevé, peut être désigné comme une sorte de préformation. L'individu est en quelque sorte préformé dans l'œuf, non pas comme le croyaient les anciens à l'état d'une image rapetissée de ses organes, mais, comme nous le disons maintenant, à l'état d'ébauche. Dans l'organisation de l'œuf et du spermatozoïde, le processus de l'ontogenèse est dans une certaine manière établi et fixé jusque dans ses plus fins traits individuels.

Un caractère épigénétique, au contraire, se montre

dans l'origine des formes de la vie, dans la suite ininterrompue d'ontogénies liées auxquelles les organismes actuels doivent leur existence ; car une théorie moderne de la descendance doit admettre que les processus ontogénétiques dont les derniers anneaux sont les êtres actuellement vivants, sont partis d'un commencement très simple et sont devenus, sous l'influence de causes internes et externes, de plus en plus compliquées. La « biogenèse », telle qu'elle est expliquée dans les lois ci-dessus, éclaircit et limite très bien les deux séries de processus qui se sont joués (1910, p. 449-450).

CHAPITRE III

QUELQUES CRITIQUES SPÉCIALES DE LA LOI BIOGÉNÉTIQUE

Dans le chapitre précédent nous avons exposé les critiques d'Oscar Hertwig et sa loi causale de l'ontogénèse, mais ces critiques ont été envisagées d'une manière trop générale et trop brève pour qu'il n'y ait pas avantage à les reprendre ici et à les développer, aussi bien qu'à en signaler d'autres non moins importantes.

Un des arguments le plus souvent employé en faveur de la loi biogénétique, c'est que le développement ontogénique de certains organes offre une série d'étapes qui, suivant les expressions d'Oscar Hertwig, forment le *pendant* des séries montrées par l'anatomie comparée. Or, Oscar Hertwig fait remarquer que l'on ne peut tirer de ce parallélisme aucune conclusion pour la descen-

dance parce que ces séries embryologiques ne concordent avec les séries anatomiques que d'une manière générale, et que beaucoup d'entre elles, établies d'une manière très superficielle, ne résistent pas à l'examen.

Il est indubitable, en effet, que beaucoup de séries anatomiques en apparence très bien faites ne répondent point à des séries génétiques, c'est-à-dire à des étapes progressives d'un développement successif continu. C'est ce qu'a montré, d'une manière particulièrement nette, Depéret, à l'aide d'exemples empruntés à ce qu'il appelle l'*évolution fonctionnelle* d'un organe comparativement à l'évolution réelle d'un groupe. Il a fait voir notamment que les anciennes séries de la généalogie des équidés dans lesquelles on faisait entrer le Palæotherium et l'Hipparion, d'après le degré de développement des pattes, n'avaient aucune valeur généalogique, car ces deux genres sont des rameaux distincts et parallèles du phylum des équidés qui se sont éteints sans laisser de rejetons et qui n'ont aucun droit à figurer dans la chaîne ancestrale des chevaux actuels. Il en est évidemment de même pour beaucoup d'autres séries anatomiques et cela ne doit pas étonner si l'on songe que la plupart des séries évolutives ont été établies à l'aide d'animaux actuels pris dans différents groupes et qui n'ont, à cause de leur contemporanéité, aucune chance de dériver les uns des autres.

La faute que reproche Bergson (1907 p. 393), à Herbert Spencer à savoir de « reconstituer l'évolution avec des fragments de l'évolué » est une faute qui est commune à presque tous les transformistes qui ont établi leurs séries évolutives en se servant du monde actuel. C'est ainsi que des animaux relativement récents, comme le lézard par exemple, sont souvent considérés comme un

des anneaux de la chaîne évolutive des mammifères, alors que ces derniers existaient bien avant les lézards.

Cette conception du développement est toute anthropomorphique, elle se lie à l'idée abstraite du développement progressif, qui est parfaitement légitime si on la fonde sur l'examen simultané de l'ensemble du règne animal, mais qui n'est point du tout l'expression de la marche réelle et concrète du développement généalogique, parce que ce dernier est en quelque sorte indéfiniment varié et ne procède point avec la régularité et la sériation qu'on serait tenté de lui attribuer d'après les conceptions transformistes primitives. On trouve dans les Éléments de morphologie des vertébrés de M. Vialleton maints exemples qui montrent que le développement réel, paléontologique, n'est point rigoureusement astreint à cette marche graduelle, à cette progression mesurée, d'après laquelle on ne devrait trouver de types hautement développés dans une classe qu'après un long passé de cette classe et par le développement graduel de ses formes inférieures. Au contraire, à l'aurore même des classes des poissons, des amphibiens et des reptiles on trouve les formes les plus différenciées et les plus élevées en organisation que ces classes aient pu fournir.

Johannès Müller de son côté avait déjà fait remarquer qu'il ne faut pas s'attendre à trouver l'organisation d'un animal déterminée seulement par la place qu'il occupe dans la classification, ou comme l'on dirait aujourd'hui dans la phylogenèse, mais par ses fonctions propres et son genre de vie, ou si l'on veut par ses besoins. Ce dernier fait montre, plus que tout autre, combien le développement organique des individus est jusqu'à un certain point, et par certains côtés seulement bien

entendu, indépendant de celui du groupe auquel ils appartiennent ; il fait ressortir par conséquent que l'état du développement d'un appareil ou d'un système ne dépend point seulement de la situation généalogique d'un animal et qu'il y a aucune relation absolument nécessaire entre l'état de développement d'un organe et celui de ce même organe chez les formes les plus voisines de l'espèce qui le présente.

Ces réflexions s'appliquent surtout à la formation des séries anatomiques et sont destinées à montrer leur caractère subjectif. D'un autre côté il est nécessaire de montrer comment, ainsi que le fait remarquer Hertwig, les séries embryologiques sont aussi souvent artificielles. Par l'analyse biologique de l'œuf telle qu'elle a été donnée plus haut, Oscar Hertwig montre aisément qu'on ne peut le comparer à la cellule primordiale simple prise comme type initial. Bien d'autres termes des séries embryologiques ne sont pas plus solides. M. Vialleton a fait remarquer (Morphologie des vertébrés, p. 738) que « les différents traits communs offerts par les organes comparés dans l'ontogenèse et dans la phylogenèse sont simplement des *caractères généraux*, des concepts, ce ne sont pas des formes transmises telles que à un âge correspondant du développement individuel ». Nous en ferons ressortir plus loin un exemple frappant emprunté à l'histoire des arcs branchiaux, mais qui doit être réservé pour ne pas faire double emploi

Une des critiques les plus sérieuses que l'on puisse faire à la loi biogénétique c'est que les formes animales chez lesquelles certains organes envisagés isolément se prêtent assez bien à la formation de séries continues, sont en réalité séparées les unes des autres par des

caractères morphologiques si importants qu'il est impossible de les faire dériver les unes des autres. M. Vialleton a beaucoup insisté en 1908 sur l'architecture des amniotes opposée à celle des ichthyopsidés. Chez ces derniers, les arcs branchiaux forment toujours une partie des parois latérales de la région céphalique, il n'y a point de cou, et bien que les fentes branchiales puissent disparaître en totalité et que l'apparence extérieure pût faire penser à l'existence d'une sorte de cou court, comme chez les tritons et les salamandres, la structure de la région montre bien qu'il n'en est rien et que ce prétendu cou des salamandres n'a rien de commun avec celui des amniotes. En effet, la disposition des arcs aortiques persistants rappelle celle des poissons ; la partie ventrale des deux premiers arcs manque toujours comme chez ces derniers, tandis qu'elle est conservée pour former la carotide externe chez les amniotes dont les deux premiers arcs offrent en quelque sorte « une disposition inverse de celle des ichthyopsidés » (Vialleton. Morphologie, p. 472). De plus, la veine jugulaire est placée très dorsalement par rapport aux crosses aortiques, disposition liée, comme l'a montré M. Vialleton, à la persistance des arcs branchiaux comme parties constituantes des parois latérales de la tête, tandis que chez les amniotes où les arcs disparaissent — non pas par atrophie et destruction, mais parce qu'ils ne se développent point au delà des dimensions très minimes qu'ils offrent dans les embryons très jeunes et n'ont à proprement parler aucune part à la constitution du cou qui est formé tout entier par le développement de l'épisoma et d'une bande de substance placée ventralement aux arcs branchiaux, la paroi prépéricardique — la carotide primitive et la jugulaire interne sont tout à fait voisines l'une de l'autre.

La formation d'un cou entraîne donc chez les amniotes une architecture toute différente de celle des ichthyopsidés et qui retentit profondément sur le reste de la topographie viscérale (Vialleton, 1908, p. 142). Il en résulte qu'il existe entre amniotes et ichthyopsidés une lacune que rien jusqu'à présent ne permet de combler. En effet, il est impossible de penser qu'un amphibien adulte a pu se transformer en un amniote, car cette transformation, qui est surtout caractérisée par l'apparition du cou, ne peut s'effectuer que dans un embryon, seul susceptible de subir, sans que sa vie soit atteinte, des métamorphoses aussi considérables. C'est pourquoi l'hypothèse de la génération hétérogène de Kölliker, qui veut qu'un animal tout différent de son générateur ait pu prendre naissance dans l'œuf de ce dernier par un mécanisme nouveau du développement ontogénique, se présente naturellement à l'esprit lorsqu'on réfléchit au cas qui vient d'être indiqué.

Quoi qu'il en soit, il est certain que cet exemple nous offre aussi un cas bien net d'une série embryologique toute superficielle. On compare depuis Rathke (1825) les arcs branchiaux des embryons d'amniotes à ceux des poissons et on considère la phase branchiée des embryons d'amniotes comme représentant le stade piciforme de leur évolution. Or, ces arcs branchiaux ressemblent simplement à ceux des embryons tout jeunes des poissons, lorsque ces derniers arcs ne fonctionnent pas encore en tant qu'organes respiratoires ; et non seulement ces arcs d'amniotes n'évoluent jamais comme ceux des ichthyopsidés, mais la seule partie d'entre eux qui se conserve, à savoir leur arc aortique, a une évolution toute différente de celle des arcs aortiques des poissons. Tandis que ces derniers se dédoublent toujours

en une artère et une ou deux veines branchiales dans chaque arc, ils restent toujours simples chez les amniotes; tandis que chez les ichthyopsidés la partie ventrale des deux premiers arcs s'atrophie toujours, comme l'a fait remarquer M. Vialleton (Morphologie, p. 470), parce qu'elle conduirait nécessairement dans le territoire de ces arcs du sang purement veineux — par suite de l'absence constante sur le premier, fréquente aussi sur le second de lamelles branchiales — cette partie se conserve toujours chez les amniotes, par l'espèce de développement inverse signalé ci-dessus ; tandis que les racines du système carotidien sont à chercher sur le côté dorsal chez les ichthyopsidés, précisément pour la raison qui vient d'être dite ci-dessus, ces racines sont exclusivement ventrales chez les amniotes. Ainsi tout l'appareil vasculaire de la région céphalique ne montre point tout dans les deux grandes divisions des vertébrés (ichthyopsidés et amniotes) des stades continus d'une même évolution progressive, mais bien plutôt deux développements divergents partant d'un fond commun bien vite effacé.

De même, l'évolution des conduits uro-génitaux est souvent donnée comme un exemple très évident de la loi biogénétique, sans l'examen critique que mériterait cette assertion. Il est bien évident que la marche générale du développement initial des conduits est la même dans tous les amniotes et répète chez eux celles de ces parties chez les sélaciens, avec quelque différence toutefois (voir Vialleton, Morphologie, p. 532). Mais, en dehors de ces traits généraux, il n'y a plus parallélisme, et au contraire l'évolution de la partie terminale des voies uro-génitales (vessie, trigone, sinus uro-génital et organes copulateurs) ne peut être sériée que

pour le groupe des mammifères monodelphes. Tout essai de sériation plus étendu et englobant par exemple les autres mammifères ne peut être tenté, car chez les monotrèmes les conduits génitaux gardent une disposition très éloignée de celle des monodelphes, et même chez les marsupiaux, la séparation du conduit génital et du conduit urinaire dérivant du canal de Wolff ne se présente point du tout comme un stade primitif de ce que l'on observera plus tard chez les monodelphes, mais comme une forme divergente de ce processus (déplacement médial de l'uretère).

Enfin le cloisonnement du cloaque s'opère d'une manière totalement opposée à celle qu'il suit chez les sauropsidés. L'appareil uro-génital ne peut donc être comparé et sérié chez les vertébrés que d'une manière très générale, en se plaçant bien plus au point de vue fonctionnel, pour lequel sa sériation est possible, qu'au point de vue morphologique où il est impossible d'établir une gradation vraiment objective, en tenant compte de toutes les parties de l'appareil.

L'histoire des arcs branchiaux et de l'appareil uro-génital est bien significative, car elle se retrouverait pour ainsi dire pour chaque appareil. Elle montre en tout cas une des formes les plus fréquentes de l'évolution, la forme divergente. Il est très remarquable que si l'on essaye de dresser un tableau de l'évolution des vertébrés comme l'a fait M. Vialleton dans sa Morphologie, on voit pour chaque classe l'évolution se montrer ainsi, presque dès le début, divergente et non point comme l'aurait voulu la conception simpliste fondée sur la seule connaissance du monde actuel et sur l'idée anthropomorphique de gradations ménagées, sous la forme d'un ar-

CONCLUSIONS

Les critiques récentes faites à la loi biogénétique portent surtout sur deux points :

1° La valeur des séries embryologiques et des séries anatomiques employées dans les comparaisons. Ces séries sont souvent artificielles.

2° La séparation profonde de certains groupes, résultant de leur architecture, et empêchant tout passage des uns aux autres alors même que certains de leurs organes pris à part pourraient être disposés en série continue.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bergson. — L'évolution créatrice (Paris, F. Alcan, 1907).

Hertwig (O.). — Die Zelle und die Gewebe, Bd II, 1898.

— Einleitung und allgemeine Litteraturübersicht (Handbuch d. vergl. und experiment. Entwichelungslehre d. Wirbeltiere, Bd I, Th. 1, 1901).

— Ueber die Stellung d. vergleich. Entwickel. zur vergleich. Anat. (même ouvrage que ci-dessus, Bd III, Th. 3, 1906).

— Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere, 4e Auflage (G. Fischer, Iena, 1910).

Vialleton (L.). — Un problème de l'évolution, 1 vol. 244 p. et 4 planches (Coulet, Montpellier, 1908).

— Eléments de morphologie des vertébrés, in-8, 760 p. et 304 fig. (O. Doin et fils, Paris, déc. 1910, avec la date 1911).

Vu et permis d'imprimer :
Montpellier, le 13 juillet 1911.
Le Recteur,
Ant. BENOIST.

Vu et approuvé :
Montpellier, le 13 juillet 1911.
Le Doyen,
MAIRET.

SERMENT

En présence des Maîtres de cette École, de mes chers condisciples et devant l'effigie d'Hippocrate, je promets et je jure, au nom de l'Être suprême, d'être fidèle aux lois de l'honneur et de la probité dans l'exercice de la Médecine. Je donnerai mes soins gratuits à l'indigent, et n'exigerai jamais un salaire au-dessus de mon travail. Admis dans l'intérieur des maisons, mes yeux ne verront pas ce qui s'y passe; ma langue taira les secrets qui me seront confiés, et mon état ne servira pas à corrompre les mœurs ni à favoriser le crime. Respectueux et reconnaissant envers mes Maîtres, je rendrai à leurs enfants l'instruction que j'ai reçue de leurs pères.

Que les hommes m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses! Que je sois couvert d'opprobre et méprisé de mes confrères si j'y manque!